第 37 卷第 7 期 生 态 学 报 Vol.37,No.7
2017 年 4 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Apr.,2017

DOI: 10.5846/stxb201511242373
王海珍,韩路,徐雅丽,牛建龙,于军.干旱胁迫下胡杨光合光响应过程模拟与模型比较.生态学报,2017,37(7):2315-2324.
Wang H Z, Han L, Xu Y L, Niu J L, Yu J.Simulated photosynthetic responses of *Populus euphratica* during drought stress using light-response models.Acta Ecologica Sinica,2017,37(7):2315-2324.

干旱胁迫下胡杨光合光响应过程模拟与模型比较

王海珍*,韩 路,徐雅丽,牛建龙,于 军
新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室,塔里木大学植物科学学院, 阿拉尔 843300

摘要:以塔里木干旱荒漠区 2 年生胡杨幼苗为试材,盆栽模拟荒漠生境 5 种水分梯度,利用 Li-6400 便携式光合作用系统测定胡杨在干旱胁迫下光合作用的光响应过程,并采用 4 种光响应模型对其进行拟合与比较,以期优选出适用于干旱荒漠环境的光响应模型,阐明胡杨光合作用对干旱胁迫的响应规律与适应机制。结果表明:胡杨净光合速率(P_n)随干旱胁迫加剧呈下降趋势,同一光强(PAR)下 P_n降幅增大。中度干旱胁迫以下(土壤相对含水量,RSWC>45%)胡杨在高 PAR 下仍能维持相对较高 P_n,光抑制程度轻;直角双曲线、非直角双曲线和指数模型均可较好地模拟 P_n-PAR 响应过程,但最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)拟合值与实测值差异极显著(P<0.01)。中度干旱胁迫以上(RSWC<45%)胡杨 P_n随 PAR 升高而显著下降,LSP 与 P_{nmax}极显著降低,光抑制现象明显;仅直角双曲线修正模型拟合的胡杨光响应过程、光响应参数与实际情况较吻合。4 种模型模拟效果顺序:直角双曲线修正模型>指数模型>非直角双曲线模型>直角双曲线模型。4 种光响应模型对干旱胁迫具有不同的适应性,直角双曲线修正模型适用于各种水分条件,尤其适用于干旱荒漠生境,其它 3 种模型适用于水分条件较好的生境。光响应特征参数对干旱胁迫的响应阈值不同。随干旱胁迫加剧,胡杨表观量子效率(AQY)、P_n、LSP 与 P_{nmax}持续降低,严重干旱胁迫下暗呼吸速率(R_d)、LCP 反而明显增大。RSWC>45% 胡杨仍能保持较高的 AQY、P_{nmax}、LSP,RSWC<45% 其 P_{nmax}、LSP 显著降低,干旱胁迫显著抑制了胡杨光合进程和光强耐受范围,降低了光合效率,严重干旱胁迫严重影响胡杨苗木的正常生长和光合作用。干旱荒漠环境下,胡杨采取缩窄光照生态幅、降低光能利用率和减少呼吸消耗来积极抵御荒漠干旱逆境伤害的生态对策。因此,从极端干旱荒漠区种群保护与植被恢复角度来看,胡杨林土壤水分应维持在 RSWC 50% 左右,符合干旱缺水地区植物生长和高效用水的管理原则。

关键词: 胡杨;干旱胁迫;光响应模型;光合参数;模拟

Simulated photosynthetic responses of *Populus euphratica* during drought stress using light-response models

WANG Haizhen*, HAN Lu, XU Yali, NIU Jianlong, YU Jun
Key Laboratory of Biological Resource Protection and Utilization of Tarim Basin, Xinjiang Production and Construction Groups, College of Plant Science, Tarim University, Alar 843300, *China*

Abstract: Water is one of the major limiting factors in vegetation recovery and reconstruction in the extremely arid desert region of northwest China. We established five moisture gradients to simulate a desert habitat, and measured the photosynthetic light responses of two-year-old *Populus euphratica* seedlings under drought stress using the Li-6400 portable photosynthesis system. The resulting data were fitted and analyzed using rectangular hyperbola, non-rectangular hyperbola, exponential and modified rectangular hyperbola models. This study aimed to optimize these models, investigate the adaptability of light-response models to different levels of drought stress, and understand *P. euphratica* adaptation to arid

基金项目:国家科技支撑计划资助项目(2014BAC14B00);国家自然科学基金资助项目(31260058,30960033);中国科学院"西部之光"人才培养资助项目(RCPY201209)

收稿日期:2015-11-24; **网络出版日期**:2016-08-30

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: whzzky@ 163.com

desert conditions. The results showed the net photosynthetic rate (P_n) decreased with increased drought stress, and the total P_n declined under the same photosynthetically active radiation (PAR). Relatively high photosynthesis rates and reduced photo-inhibition were observed in *P. euphratica* under conditions of low-moderate drought stress (relative soil water content (RSWC) > 45%). When models were used to express this, the exponential, rectangular hyperbola, and non-rectangular hyperbola models fit well with the P_n and PAR response process, but the maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) were higer than the measured values and the light saturation point (LSP) were lower than the measured values ($P < 0.01$). When the RSWC was lower than 45% (where seedlings would experience greater drought stress), and when an obvious photo-inhibition and significant decrease in P_n were observed under strong light, LSP and P_{nmax} were also significantly decreased. Under these circumstances, only the modified rectangular hyperbola model could fit the light response processes and light response parameters. Overall, the goodness of fit of the four light response models to the observed data was as follows: modified rectangular hyperbola model > exponential model > non-rectangular hyperbola model > rectangular hyperbola model. The adaptability of the four models to different levels of drought stress was variable. The modified rectangular hyperbola model perfectly simulated the light response process and fitted photosynthetic parameters under all water conditions. It was especially suited to severe drought stress and extremely arid desert conditions, whereas the other three models were only suitable under high moisture conditions. The response threshold of the light response parameters differed with the changing levels of drought stress. The apparent quantum yield (AQY), P_n, P_{nmax}, and LSP of *P. euphratica* decreased gradually with increasing levels of drought stress, but its dark respiration rate (R_d) and LCP increased significantly under extremely severe drought stress. *P. euphratica* showed higher AQY, P_{nmax}, and LSP under RSWCs greater than 45%, while its P_{nmax} and LSP decreased significantly when RSWC was less than 45%. The photosynthetic efficiency of *P. euphratica* decreased during drought stress, as did its light tolerance range. Under severe drought stress, photo-saturation and photo-inhibition increased significantly, while photosynthetic capacity and normal seedling growth were substantially inhibited. *P. euphratica* was sensitive to small changes in drought severity and decreased its light use efficiency and respiration to adapt to desert conditions. We conclude that to enhance species conservation and restore vegetation in extremely arid desert regions, the soil water content should be maintained at about 50% of the field capacity, which would optimize desert plant growth and water management in the Tarim Desert area.

Key Words: *Populus euphratica*; drought stress; light response model; photosynthetic parameter; simulation

光合作用是植物将光能转换为可用于生命过程的化学能并进行有机物合成的复杂生物物理化学过程,而植物净光合速率与光合有效辐射之间的定量关系则是揭示植物光合生理过程对环境响应的基础[1]。光合作用光响应曲线的测量与模拟可获得最大净光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和暗呼吸速率(R_d)等光合生理参数,有助于甄别植物光合机构运转状况、不同生境的光合能力及适应规律[2]。因此,光响应模型的构建、参数推导及应用引起众多学者的广泛关注[2-11]。国内外学者构建了推导机理不同的光响应模型,其中以非直角双曲线模型、直角双曲线模型和指数模型应用较多,但这 3 种模型拟合的光响应参数与实测值差异较大,并难以准确模拟发生光抑制时的响应过程[2,6,8-11],尤其仅适用于拟合正常水分下植物光响应过程和响应参数[10-11],且无法适应拟合各种生境的不同植物。同时,人们对不同光响应模型的适用条件、范围及其拟合出的指标、参数均缺乏深刻的理解,导致光响应模型选择时缺乏可信度[8-11]。近年来叶子飘等[8]构建了直角双曲线修正模型,指出该模型克服了传统模型的局限性,能够较准确地拟合各种生境植物光响应过程及其特征参数[2,8-11]。目前,直角双曲线修正模型应用于冬小麦和不同土壤水分下山杏、油松、酸枣、沙棘光合作用的光/ CO_2 响应模拟[8-11],取得较好的效果。但对于极端干旱荒漠区植物光合作用对干旱胁迫的响应过程模拟和特征参数拟合是否同样可行,干旱胁迫下不同光响应模型的拟合效果、适用性及胡杨光合作用与土壤水分的定量关系尚需深入研究。

胡杨(*Populus euphratica*)是杨柳科(Salicaceae)杨属(Populus)中古老、宝贵的荒漠树种,为我国首批确定的 388 种珍稀濒危渐危种[12],其已成为遏制土地沙化、防风固沙、维护南疆绿洲生态安全和保障区域农牧业持续生产的天然屏障。20 世纪 50 年代以来,受全球气候变化的影响和区域人口急增的驱使,大面积土地被开垦,导致塔里木河河道频繁变动、地下水位持续下降,甚至下游长期断流,引发沿岸以地下水为唯一生存水源的荒漠河岸林物种多样性锐减、植被衰败、生态系统退化[13-15]。目前,国内外学者对胡杨气体交换参数和叶绿素荧光参数对地下水位、CO_2、高温等生理生态响应、水分生理、抗逆生理、合理生态水位等[12-16]方面展开广泛研究,但关于干旱胁迫下胡杨光合作用光响应过程的模拟比较研究鲜见报道,胡杨光合生理参数与土壤水分、光照强度的定量关系尚不清楚。因此,以塔里木盆地胡杨 2 年生幼苗为研究材料,盆栽模拟荒漠生境水分梯度,测量干旱胁迫下胡杨光合作用光响应曲线,并借助众多学者广泛使用的 4 种模型对其光响应过程进行模拟与比较,以明确胡杨光响应过程、特征参数对干旱胁迫的适应规律及其与土壤水分的定量关系,探索干旱胁迫下不同光响应模型在拟合胡杨光响应过程与特征参数的适用性,筛选出胡杨叶片光合作用的最适光响应模型,以期为塔里木盆地胡杨种群保护与土壤水分管理、绿洲防护林节水灌溉及天然植被恢复提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验设计

试验于 2011 年在塔里木大学园艺试验站自制人工防雨棚中进行。试验材料为塔里木盆地荒漠优势树种-胡杨 2 年生幼苗,株高 75—85 cm、地径 0.5—0.8 cm。盆栽桶直径 28 cm、高 30 cm,内装等量过筛棕钙土(含水量 0.84%)15 kg。土壤容重 1.33 g/cm^3、土壤有机质 1.201%、全氮 0.057%、全磷 0.089%、pH 8.35、总盐量 0.137%、田间持水量 24.43%。根据土壤含水量、土壤容重和田间持水量计算不同干旱胁迫处理的土壤相对含水量(RSWC)[9-10]。

3 月下旬选择地径大致相同的幼苗植入塑料桶中,模拟荒漠生境设置 5 种不同土壤水分处理:① 适宜水分(A_1,RSWC 75%—80%),土壤含水量(θ_t)为 18.32%—19.54%;②轻度干旱(A_2,RSWC 60%—65%),θ_t为 14.66%—15.88%;③中度干旱(A_3,RSWC 45%—50%),θ_t为 10.99%—12.21%;④重度干旱(A_4,RSWC 30%—35%),θ_t为 7.33%—8.55%;⑤严重干旱(A_5,RSWC 20%—25%),θ_t为 4.89%—6.11%。采用随机区组设计,不同水分处理均设 6 次重复,每桶 3 株苗。苗木栽植后均置于相同环境条件下并浇水使之正常萌发与生长,至 6 月初按试验设计进行水分处理,阴雨天用防雨棚遮挡,不浇水待土壤水分自然消耗至设定标准后(称重法),每天傍晚 20:00 利用电子称称量测盆重量,根据头天傍晚与当天傍晚 2 次称重重量差及设计控水上限来计算补水量,用固定容器补充失去的水分以控制土壤水分在设定范围内。为了提高实验精度,于每月末(6—8 月)选取各水分处理 1 盆,用清水冲洗剖盆直至根系干净完整,每株幼苗分别按根、茎、叶分开称鲜重,再置于烘箱中烘干称干重。根据前后 2 月单株重量差计算出各水分处理的每日增重量,在每日傍晚称重后计算出的补水量基础上减去幼苗增重量,做为当天实际补水量。

1.2　光响应曲线的测定

干旱胁迫 30 d 后,各水分处理中随机选取 3—5 株胡杨幼苗,每株选取中上部 2 片位置基本一致的成熟叶挂牌,在无云晴朗天气 9:30—11:30 使用 Li-6400 便携式光合仪(Li-Cor, Inc, USA)测定胡杨成熟叶净光合速率(P_n)光响应过程,各处理设 3 次重复。自然光诱导 1—1.5 h 后采用开放式气路,气体流速控制为 500 μmol/s,大气 CO_2浓度为(370±5) μmol/mol,叶室温度由 Li-6400 温度控制器控制在(25±1)℃[17],应用人工 Li-6400-02B LED 红蓝光光源提供不同的光合有效辐射(PAR),梯度设置为 0、20、50、100、200、500、1000、1500、2000、2500、2800、3000 μmol m^{-2} s^{-1},每个 PAR 下适应 120 s,3 次重复读数,由仪器自动记录 P_n等光合生理参数。

根据测定数据绘制不同干旱胁迫下胡杨光合作用的光响应(P_n-PAR)曲线,根据实测数据点的走势估算

最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)等参数[9-10];同时采用传统弱光下(PAR≤200 μmol m^{-2} s^{-1}) PAR 与 P_n的线性回归法求得表观量子效率(AQY)[2],估算出的光响应特征参数作为实测值与 4 种模型拟合值比较分析。

1.3 光合作用光响应过程模拟

利用 SPSS 17.0 对光合作用光响应曲线和特征参数分别进行指数模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型的非线性拟合[2,10-11]。

1.3.1 直角双曲线模型

直角双曲线模型表达式为[3]:

$$P_n = \frac{\alpha I P_{nmax}}{\alpha I + P_{nmax}} - R_d \quad (1)$$

式中, P_n为净光合速率,α 为初始量子效率,P_{nmax}为最大净光合速率,R_d为暗呼吸速率,I 为光合有效辐射[2],本文中用 PAR 表示。

植物在光补偿点处的量子效率(Φ_c),内禀量子效率(Φ_0)和光合作用光响应曲线上 $I=0$ 与 $I=I_c$两点连线斜率的绝对值(Φ_{c0})的数学表达式为[10]:

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \alpha P_{nmax}^2 / (\alpha I_c + P_{nmax})^2 \quad (2)$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha \quad (3)$$

$$\Phi_{c0} = |R_d / I_c| \quad (4)$$

式中,I_c为光补偿点[2,10],文中用 LCP 表示。

若模型拟合较好可采用下面公式来计算光补偿点[10]:

$$I_c = P_{nmax} R_d / [\alpha(P_{nmax} - R_d)] \quad (5)$$

直线 $y=P_{nmax}$与弱光下的线性方程相交,交点所对应 X 轴的数值即为光饱和点(LSP)[2]。

1.3.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型表达式为[4]:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{nmax} - \sqrt{(\alpha I + P_{nmax})^2 - 4\theta\alpha I P_{nmax}}}{2\theta} - R_d \quad (6)$$

式中,θ 为非直角双曲线的曲角[2,10],取值范围在[0 1],其它参数含义同公式(1)。

Φ_c、Φ_0与 Φ_{c0}的数学表达式分别为[10]:

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \frac{\alpha}{2\theta}\left[1 - \frac{(\alpha I_c + P_{nmax}) - 2\theta P_{nmax}}{\sqrt{(\alpha I_c + P_{nmax})^2 - 4\theta\alpha I_c P_{nmax}}}\right] \quad (7)$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha \quad (8)$$

$$\Phi_{c0} = |R_d / I_c| \quad (9)$$

LSP 为直线 $y=P_{nmax}$与弱光下的线性方程的交点所对应 X 轴的数值[2],LCP 表达式为[10]:

$$I_c = (R_d P_{nmax} - \theta R_d^2) / [\alpha(P_{nmax} - R_d)] \quad (10)$$

1.3.3 指数模型

指数模型表达式[6]:

$$P_n = P_{nmax}(1 - e^{-\alpha I / P_{nmax}}) - R_d \quad (11)$$

式中光响应参数含义同公式(1)。

Φ_c、Φ_0与 Φ_{c0}的数学表达式分别为[11]:

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \alpha e^{-\alpha I_c / P_{nmax}} \quad (12)$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha \quad (13)$$

$$\Phi_{c0} = |R_d/I_c| \tag{14}$$

估算 LSP 时,假设 P_n 为 $0.90P_{nmax}$[2,18] 所对应的光强为饱和光强(LSP)。LCP 表达式为:

$$I_c = (P_{nmax}/-\alpha)\ln[(P_{nmax} - R_d)/P_{nmax}] \tag{15}$$

1.3.4　直角双曲线修正模型

直角双曲线修正模型表达式为[2,8,19]:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \tag{16}$$

$$P_{nmax} = \alpha \left(\frac{\sqrt{(\beta + \gamma)} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \tag{17}$$

$$\mathrm{LSP} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \tag{18}$$

式中 α、β、γ 是独立于 I 的系数,其它参数含义同公式(1)。

Φ_c、Φ_0、Φ_{c0}与 R_d的数学表达式分别为[19]:

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \alpha[1 + (\gamma - \beta)I_c - \beta\gamma I_c^2]/(1 + \gamma I_c)^2 \tag{19}$$

$$\Phi_{c0} = |R_d/I_c| = \alpha \tag{20}$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha[1 + (\gamma + \beta)I_c] \tag{21}$$

$$R_d = P_n(I = 0) = -\alpha I_c \tag{22}$$

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫下胡杨光合作用的光响应过程

植物光合作用-光响应曲线反映了在一定光照强度下植物潜在的光合能力及植物对生长环境的适应性。图 1 可见,干旱胁迫下 P_n对 PAR 表现出不同的响应规律。PAR<200 μmol m^{-2} s^{-1}胡杨 P_n在不同干旱胁迫下表现相似,均呈直线上升;此后随 PAR 升高呈曲线式上升至光饱和点(LSP),出现最大净光合速率(P_{nmax}),此后光响应过程因干旱胁迫程度不同而出现明显差异。在中度干旱胁迫以下时,P_n在 PAR 为 2000 μmol m^{-2} s^{-1}左右达到饱和后下降缓慢,并维持在较高水平,即未发生明显的光抑制。在中度干旱胁迫以上时,随干旱胁迫加剧 P_n在低光强下达到饱和,当 PAR>1000 μmol m^{-2} s^{-1}下降显著,并且随 PAR 不断增强,光抑制明显,尤其 A_5 P_n直线下降,表明土壤水分过少会加剧强光下胡杨光合作用的光抑制程度。随干旱胁迫程度加剧,同一 PAR 下胡杨 P_n降低且降幅明显增大。在 P_n维持较高的 PAR(1 500 μmol m^{-2} s^{-1})下,A_2、A_3、A_4、A_5 Pn 分别比 A_1(CK)降低了 13.84%、22.92%、50.99%、71.54%;P_{nmax}则分别降低了 13.41%、25.29%、51.72%、67.78%。中度干旱胁迫以下胡杨均能维持较高的 P_n,光抑制程度较轻,且能保持较高的 LSP 和 P_{nmax}。因此,从种群保护与植被恢复角度来看,胡杨林土壤水分应控制在 RSWC 50%左右,符合干旱缺水地区植物生长和高效用水的管理原则。

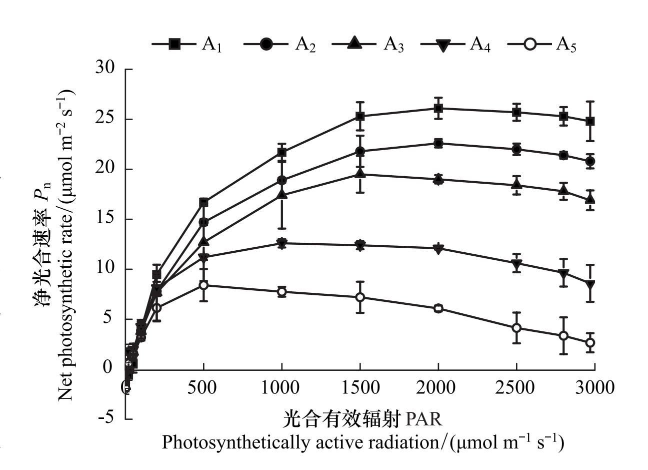


图 1　干旱胁迫下胡杨光合作用光响应曲线

Fig.1　The light response curves of *P. euphratica* under different drought stresses

A1 适宜水分;A2 轻度干旱胁迫;A3 中度干旱胁迫;A4 重度干旱胁迫;A5 严重干旱胁迫

2.2　干旱胁迫下胡杨光合作用的光响应模拟

由图 2 可见,4 种光响应模型对干旱胁迫下胡杨 P_n-PAR 响应过程的拟合效果呈现明显差别,除直角双曲

线修正模型外,其它 3 种光响应模型高 PAR 的拟合点与实测点均存在较大差异,尤其是 A_4、A_5差异明显。此外,指数、直角双曲线和非直角双曲线模型拟合的光响应曲线在高 PAR 下都是一条没有极值的渐进线,尤其不能较好地拟合 A_4、A_5处理饱和光强后的 P_n持续降低过程。其中,直角双曲线模型拟合曲线与实测光响应曲线偏离程度最大,模拟效果最差;而直角双曲线修正模型可较好地拟合不同干旱胁迫下 P_n-PAR 响应过程,其与实测曲线吻合度最高,且克服了其它 3 种模型无法拟合 P_n随 PAR 增加而降低的缺点,拟合效果最佳。

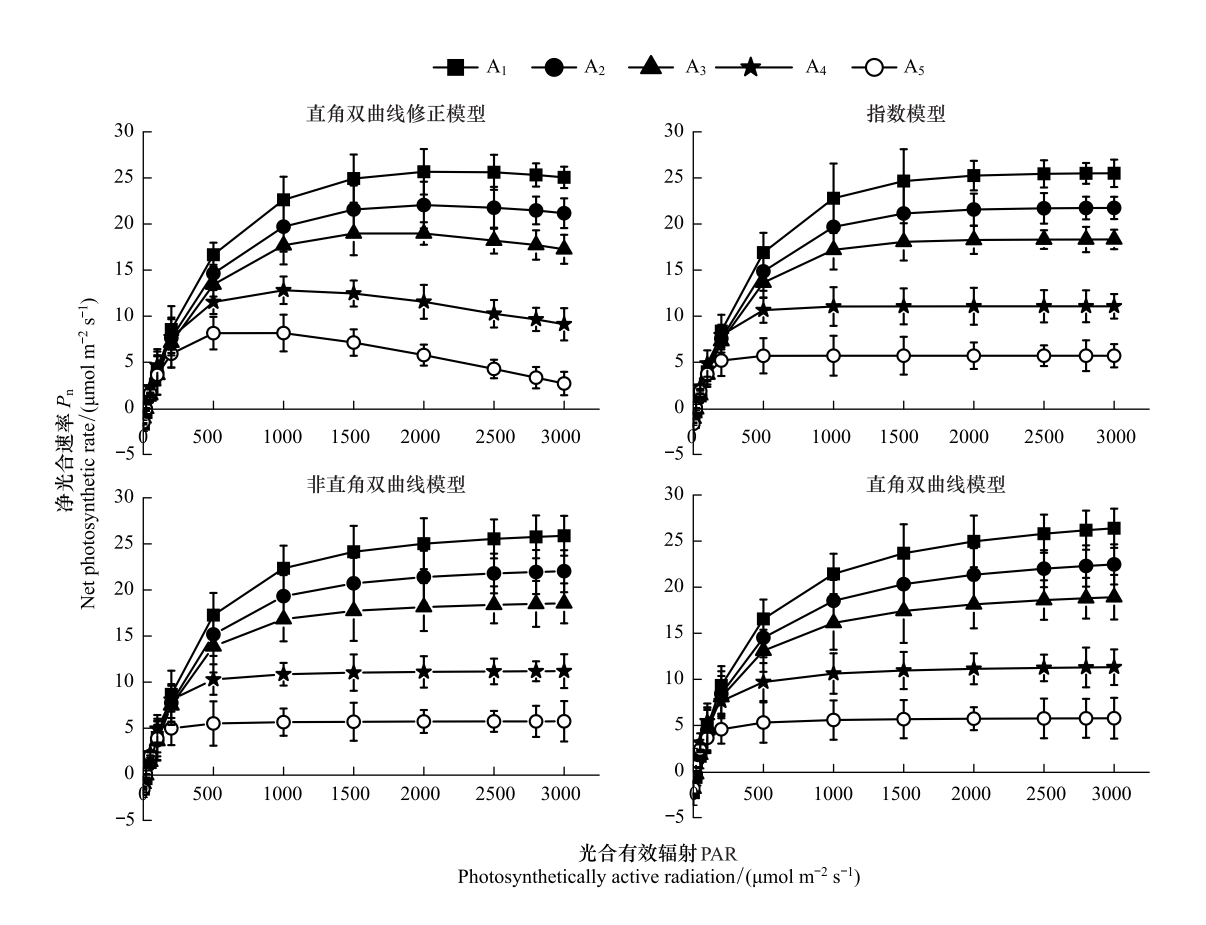


图 2 干旱胁迫下不同光响应模型对胡杨光合作用光响应曲线的模拟

Fig.2 Simulation of photosynthesis-light response curves of *P.euphratica* by four models under different drought stressesl

4 种光合模型拟合不同干旱胁迫下胡杨 P_n-PAR 响应特征参数值与实测值存在一定差异(表 1)。RSWC 在 45%—80%(A_3、A_2、A_1),4 种模型均能较好地拟合胡杨 P_n-PAR 响应过程(图 2),R^2均>0.98(表 1),其中以直角双曲线修正模型的拟合效果最好(R^2>0.99),且拟合的 P_{nmax}、LSP 与实测值较接近,而其它 3 种模型拟合的 LSP 极显著低于实测值(P<0.01)、P_{nmax}极显著高于实测值(P<0.01)。如指数、直角双曲线与非直角双曲线模型拟合的 LSP 分别比实测值低 36.62%、69.31%、72.14%;P_{nmax}则分别高 1.64%、19.64%、8.16%。综合比较 4 种模型对光响应参数的拟合准确度,表现为直角双曲线修正模型>指数模型>非直角双曲线模型>直角双曲线模型。RSWC<45%,胡杨光合作用在高 PAR 下发生了明显光抑制现象(图 1),表现为 P_n随 PAR 持续升高呈显著降低,光响应参数(LSP、P_{nmax})随干旱胁迫加剧而降低,但 Φ 值则明显增大(表 1)。直角双曲线修正模型能较好拟合中度干旱胁迫以上 P_n-PAR 响应过程(R^2>0.993)及其响应参数,如 P_{nmax}与 LSP;但指数、直角双曲线和非直角双曲线模型拟合效果均较差,R^2<0.936,尤其严重干旱胁迫下 R^2均<0.70,且所拟合的光响应特征参数值与实测值偏差较大,尤其 LSP、P_{nmax}差异达极显著水平(P<0.01)。可见,干旱胁迫下直角双曲线修正模型对胡杨 P_{nmax}、LSP 的拟合效果均优于其它 3 种模型,且整体拟合程度最高,表明该模型适用于极端干旱荒漠区胡杨 P_n-PAR 响应过程与特征参数的拟合。

表 1　胡杨光合作用对干旱胁迫的光响应特征参数实测值与模型拟合值比较

Table 1　Comparsion with measured values of light response parameters of *P.euphratica* and the fitted values by four models

光响应模型 Light response model	干旱胁迫 Drought stresses	光响应参数 Light response parameters: 量子效率/(mol/mol) Φ_c	量子效率/(mol/mol) Φ_o	量子效率/(mol/mol) Φ_{c0}	光饱和点/(μmol m^{-2} s^{-1}) LSP	光补偿点/(μmol m^{-2} s^{-1}) LCP	最大净光合速率/(μmol m^{-2} s^{-1}) P_{nmax}	暗呼吸速率/(μmol m^{-2} s^{-1}) R_d	R^2
实测值	A_1	0.0549C	0.0516	0.0335	2000.00A	29.79A	26.10D	1.110D	
Measured value	A_2	0.0458D	0.0540	0.0656	2000.00A	23.47B	22.60C	1.680B	
	A_3	0.0449C	0.0534	0.0686	1500.00B	22.68B	19.50C	1.730B	
	A_4	0.0444D	0.0528	0.0714	1000.00A	12.11D	12.60B	1.850A	
	A_5	0.0364C	0.0461	0.0648	500.00B	22.18A	8.41A	1.880B	
指数模型	A_1	0.0585C	0.0622	0.0603	1392.33B	26.46C	27.13C	1.596C	0.997
Exponential model	A_2	0.0524C	0.0553	0.0538	1267.69B	22.47D	22.97C	1.209D	0.996
	A_3	0.0523B	0.0556	0.0539	1134.93C	21.96D	19.51C	1.184C	0.991
	A_4	0.0756B	0.0839	0.0797	1020.72A	15.27A	12.28C	1.217B	0.936
	A_5	0.0757B	0.0992	0.0869	445.82C	20.46C	7.49C	1.778C	0.694
直角双曲线模型	A_1	0.0791A	0.0920	0.0854	614.84C	27.99B	32.12A	2.391A	0.993
Rectangular hyperbola	A_2	0.0726A	0.0840	0.0783	613.81C	25.06A	27.04A	1.962A	0.992
model	A_3	0.0751A	0.0900	0.0822	526.38D	23.79A	22.62A	1.956A	0.983
	A_4	0.1182A	0.1600	0.1377	316.60B	13.97B	13.61A	1.923A	0.909
	A_5	0.1231A	0.2420	0.1725	246.93D	13.58D	8.18B	2.343A	0.645
非直角双曲线模型	A_1	0.0587C	0.0611	0.0599	560.95C	27.97B	29.16B	1.676C	0.996
Non-Rectangular	A_2	0.0509C	0.0525	0.0517	557.16C	23.30B	24.44B	1.204D	0.995
hyperbola model	A_3	0.0493C	0.0508	0.0500	476.71E	22.29C	20.39B	1.115C	0.987
	A_4	0.0687C	0.0714	0.0701	289.41B	15.27A	12.41C	1.071C	0.933
	A_5	0.0777B	0.0881	0.0832	227.61D	20.31C	7.48C	1.690D	0.670
直角双曲线修正模型	A_1	0.0664B	0.0727	0.0695	2184.78A	26.97C	25.72D	1.792B	0.999
Modified rectangular	A_2	0.0578B	0.0624	0.0601	2042.43A	22.89C	22.06D	1.324C	0.999
hyperbola model	A_3	0.0543B	0.0584	0.0563	1736.94A	21.27E	19.08C	1.155C	0.999
	A_4	0.0768B	0.0861	0.0813	1053.91A	14.29C	12.82B	1.097C	0.993
	A_5	0.0737B	0.0934	0.0830	720.22A	21.80B	8.40A	1.607E	0.994

A1 适宜水分;A2 轻度干旱胁迫;A3 中度干旱胁迫;A4 重度干旱胁迫;A5 严重干旱胁迫;实测值:$\Phi_c=AQY_{PAR\leq200}$; $\Phi_o=AQY_{PAR\leq100}$; $\Phi_{c0}=AQY_{PAR\leq50}$; 不同大写字母表示同一水分处理下不同光合模型拟合参数之间达极显著差异水平($P<0.01$)

2.3　胡杨光合作用对干旱胁迫的光响应特征参数拟合分析

根据以上对比分析 4 种模型拟合光响应特征参数的准确度,直角双曲线修正模型的拟合精度最高[20]。因此,借助此模型拟合的光响应参数来分析胡杨光合作用对干旱胁迫的响应规律。量子效率(Φ)反映植物在弱光条件下的光合能力[2]。胡杨 Φ 在干旱胁迫下均表现为 $\Phi_o>\Phi_{c0}>\Phi_c$,这是 P_n-PAR 响应曲线在低 PAR 下存在 Kok 效应,LCP 附近的 Φ_c 还受光呼吸的影响[21]。胡杨 Φ_o、Φ_{c0}、Φ_c 随干旱胁迫加剧呈“V”型变化,中度干旱胁迫以下逐渐下降但降幅较小,而中度干旱胁迫以上明显增大(表 1),表明中度干旱胁迫(RSWC 45%—50%)是胡杨光合作用明显改变的转折点(水分阈值),随干旱胁迫加剧,其叶片利用弱光能力增强,这与其 LSP 低和光照生态幅变窄相一致。胡杨 P_{nmax}、LSP、LCP 和 R_d 随干旱胁迫加剧呈现一定的规律性变化(表 1)。P_{nmax} 和 LSP 随干旱胁迫加剧呈持续降低趋势,A_2、A_3、A_4、A_5 分别比 A_1(CK)降低了 14.23%、25.83%、50.16%、67.32%;6.52%、20.50%、51.76%、67.03%,表明随干旱胁迫加剧,胡杨利用强光的能力减弱和光合有效范围缩小,制造有机物的能力下降。LCP、R_d 随干旱胁迫加剧而逐渐降低,A_2、A_3、A_4 的 LCP 和 R_d 分别比 A_1(CK)降低了 15.12%、21.11%、47.00%;26.12%、35.54%、38.75%,表明随土壤水分降低,胡杨可通过提高弱光利用与转化能力,同时降低呼吸消耗光合产物而积累有机物去抵御干旱胁迫,适应荒漠干旱环境;但土壤水分过低时(A_5,RSWC<25%),LCP、R_d 明显增大、光抑制项 β 和光饱和项 γ[2,8] 大幅上升,说明严重干旱胁迫下胡杨利用

弱光能力下降,且在强 PAR 下极易达到光饱和及光抑制显著(图 1,表 1)。此时胡杨光合机构受到一定程度损伤,制造有机物能力下降而呼吸消耗增强,导致物质供需平衡失调,易饥饿死亡。

3 讨论

植物光合作用模型已被广泛应用于模拟植物光合作用过程与确定光响应特征参数[10,20,22-23],其是阐明植物光合作用响应机制和评价光合效率的重要手段。许多学者提出了不同的光响应模型[2-11],由于模型的推导机理不同,各种模型存在一定的优缺点[20,23]。本研究对比 4 种光响应模型在不同干旱胁迫下的模拟效果,指数、直角双曲线和非直角双曲线模型均能模拟干旱胁迫下胡杨 P_n-PAR 响应曲线,但这 3 种模型仅在土壤相对含水量较高时的模拟效果较好,这与郎莹[10]、吴芹[11]、鲁肃[24]等研究结果一致;而低水生境则无法拟合光饱和后 P_n下降过程,拟合点与实测点偏差极大,其中以直角双曲线模型拟合效果最差。这是因为直角双曲线模型未考虑光响应曲线的弯曲程度,为使曲线更加符合实测点的分布,必须提高初始斜率[25],导致模型的拟合效果较差。同时这 3 种模型拟合的光响应特征参数与实测值偏差较大,其中 LSP 拟合值极显著低于实测值(P<0.01)和中度干旱胁迫以下 P_{nmax}均极显著高于实测值(P<0.01),对饱和光强下 P_{nmax}、LSP 拟合精度较差(表 1)。因为这 3 种模型均是一条没有极值的渐近线,无法直接求解 P_{nmax}、LSP, 而是利用非线性最小二乘法进行估算或采用 P_n为 0.75、0.9、0.99P_{nmax}所对应的光强为饱和光强[2,9-10,20],从而致使拟合值 P_{nmax}大于实测值而 LSP 低于实测值。可见,生境水分条件直接影响上述 3 种模型的拟合效果,它们均不适合用于极端干旱荒漠区植物光响应特性研究,仅适用于水分条件较好的生境。但直角双曲线修正模型能较好地拟合不同程度干旱胁迫 P_n-PAR 响应过程和光响应特征参数(图 2,表 1),即使在重度与严重干旱胁迫下也能很好模拟光抑制阶段的响应趋势(R^2>0.99),光响应特征参数拟合值与实测值偏差小(表 1),表明此模型对干旱胁迫响应不敏感,适用于各种水分条件下植物 P_n-PAR 响应模拟,模拟效果优于其它 3 种光合模型。学者报道不同水分条件下直角双曲线修正模型对山杏、油松、酸枣、沙棘、油蒿和杠柳等植物的光响应模拟效果均优于其它模型[9-11,20,24],尤其适用于严重干旱时植物光抑制阶段的拟合[10-11,20,24]。本文研究结果与前人报道[10-11,20,24]基本一致。

土壤水分是影响植物光合生理过程的重要因子[26],其直接调控植物光合作用、水分生理及新陈代谢等重要生理活动。研究结果表明,胡杨 P_n与 PAR 间存在阈值响应关系,当 PAR≤200 μmol m^{-2} s^{-1}时 P_n持续增大;当 PAR>200 μmol m^{-2} s^{-1}时 P_n变化与土壤水分含量密切相关。土壤水分越低,胡杨 P_n降幅越大,光抑制程度越明显。中度干旱胁迫以下(RSWC>45%)能维持较高 P_n水平,光抑制不明显;而中度干旱胁迫以上(RSWC<45%)P_{nmax}、LSP 与光合效率显著降低,光抑制明显。表观量子效率(AQY)是反映植物对光能利用效率的重要指标,传统 AQY 确定是利用回归方程拟合弱光(PAR≤200 μmol m^{-2} s^{-1})下的光响应数据得到的直线斜率表示[27]。前人研究表明,在适宜生长条件下一般植物 AQY 在 0.03—0.05 之间[27]。不同土壤水分下酸枣、杠柳、油蒿分别为 0.023—0.067、0.042—0.066、0.015—0.047 之间[9,20,24],而桤木<0.03[28]。干旱胁迫下胡杨 AQY 在 0.036—0.055 之间,且随干旱胁迫程度加剧而下降,表明荒漠生境胡杨光能利用效率处于相对较高水平,但干旱胁迫(RSWC<45%)显著降低了其光能利用效率(AQY,P<0.01),反映出土壤水分是影响 AQY 的重要因子,这与郎莹、王荣荣、鲁肃等研究结果一致[10,20,24]。但也有学者认为低 PAR 下光响应是非线性的,存在 Kok 效应[21],建议用响应曲线上 LCP 的曲线斜率作为衡量植物在弱光下对光能利用率的能力[2]。从胡杨量子效率(Φ)在干旱胁迫下的变化趋势与规律来看,中度干旱胁迫(RSWC 50%左右)是胡杨光合作用发生明显变化的转折点,这一结果与光响应曲线变化分析结果一致,表明胡杨光合机构对干旱胁迫的适应能力较强,光合潜力较大。胡杨光响应特征参数 P_{nmax}、LSP、LCP 和 R_d随干旱胁迫加剧呈现一定的规律性,但不同参数对干旱胁迫的响应阈值存在一定差异。RSWC>30% LCP、R_d随干旱胁迫程度加剧而逐渐降低,而严重干旱胁迫下(RSWC<25%)则明显增大;P_{nmax}和 LSP 随干旱胁迫加剧呈持续下降趋势,RSWC<45%以下显著降低。表明随干旱胁迫加剧,胡杨光照生态幅逐渐缩窄,对强光环境的适应能力逐渐减弱、光合能力降低,但可通过提高弱

光利用率及降低呼吸消耗光合产物而积累有机物去抵御干旱胁迫,适应荒漠干旱环境。然而严重干旱胁迫下胡杨 LCP、R_d 均明显增大,P_{nmax}、LSP 显著降低,表明其叶片利用弱光、强光的能力和制造有机物的能力均下降,而呼吸消耗反而增大[29],最终导致有机营养失衡,提早衰老而死亡。试验中也发现严重干旱胁迫下胡杨明显生长不良,叶色发黄继而脱落死亡的现象。

4　结论

(1) 光响应模型对干旱胁迫具有不同的适应性,直角双曲线、指数和非直角双曲线模型仅适用于水分条件较好的生境,直角双曲线修正模型适用于各种环境水分条件且光响应特征参数估算较准确,在极端干旱荒漠区具有更好的适用性。因此,在光响应模型应用中,应根据实际生境条件选择最为合适的拟合模型,以最大限度地保证拟合光响应特征参数的正确性。

(2) 低水多变的荒漠干旱生境显著抑制了胡杨光合作用进程和降低了光合效率,光照生态幅缩窄、光抑制程度加重。RSWC>45%胡杨仍能保持较高的 AQY、P_{nmax}、LSP,RSWC<45%时 P_{nmax}、LSP 显著降低,严重干旱胁迫下光合机构受到不可逆转的损伤,严重影响胡杨苗木的正常生长和光合作用。胡杨在荒漠干旱逆境中采取了缩窄光照生态幅,降低光能利用率和减少呼吸消耗光合产物来抵御干旱逆境伤害的生态适应对策。

(3) 从极端干旱荒漠区种群保护与植被恢复角度来看,胡杨林土壤水分应维持在 50% RSWC,符合干旱缺水地区植物生长和高效用水的管理原则。

参考文献(References):

[1] Elfadl M A, Luukkanen O. Field studies on the ecological strategies of *Prosopis juliflora* in a dryland ecosystem: 1. A leaf gas exchange approach. Journal of Arid Environments, 2006, 66(1): 1-15.

[2] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.

[3] Lewis J D, Olszyk D, Tingey D T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO_2 and temperature. Tree Physiology, 1999, 19(4/5): 243-252.

[4] Thornley J H M. Mathematical Models in Plant Physiology. London: Academic Press, 1976: 86-110.

[5] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.

[6] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clone. Tree Physiology, 1991, 8(2): 145-159.

[7] Peek M S, Russek-Cohen E, Wait A D, Forseth I N. Physiological response curve analysis using nonlinear mixed models. Oecologia, 2002, 132(2): 175-180.

[8] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. Photosynthetica, 2008, 46(4): 637-640.

[9] Xia J B, Zhang G C, WANG R R, Zhang S Y. Effect of soil water availability on photosynthesis in *Ziziphus jujuba* var. *spinosus* in a sand habitat formed from seashells: comparison of four models. Photosynthetica, 2014, 52(2): 253-261.

[10] Lang Y, Wang M, Zhang G C, Zhao Q K. Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions. Photosynthetica, 2013, 51(3): 370-378.

[11] 吴芹, 张光灿, 裴斌, 徐志强, 赵瑜, 方立东. 不同土壤水分下山杏光合作用 CO_2 响应过程及其模拟. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1517-1524.

[12] 苏培玺, 张立新, 杜明武, 毕玉蓉, 赵爱芬, 刘新民. 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO_2 的响应. 植物生态学报, 2003, 27(1): 34-40.

[13] Chen Y P, Chen Y N, Xu C C, Li W H. Photosynthesis and water use efficiency of *Populus euphratica* in response to changing groundwater depth and CO_2 concentration. Environmental Earth Sciences, 2011, 62(1): 119-125.

[14] 陈亚鹏, 陈亚宁, 徐长春, 李卫红, 付爱红. 塔里木河下游地下水埋深对胡杨气体交换和叶绿素荧光的影响. 生态学报, 2011, 31(2): 344-353.

[15] Hao X M, Li W H, Huang X, Zhu C G, Ma J X. Assessment of the groundwater threshold of desert riparian forest vegetation along the middle and lower reaches of the Tarim River, China. Hydrological Processes, 2010, 24(2): 178-186.

[16] 周洪华,陈亚宁,李卫红,陈亚鹏. 干旱区胡杨光合作用对高温和 CO_2 浓度的响应. 生态学报,2009,29(6):2797-2810.

[17] 邓雄,李小明,张希明,叶万辉,Foezki A,Runge M. 四种荒漠植物的光合响应. 生态学报,2003,23(3):598-605.

[18] 王满莲,冯玉龙,李新. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应. 应用生态学报,2006,17(4):602-606.

[19] 叶子飘. 光合作用对光响应新模型及其应用. 生物数学学报,2008,23(4):710-716.

[20] 王荣荣,夏江宝,杨吉华,赵艳云,刘京涛,孙景宽. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较. 植物生态学报,2013,37(2):111-121.

[21] 叶子飘,王建林. 基于植物光响应修正模型的水稻 Kok 效应研究. 扬州大学学报:农业与生命科学版,2009,30(3):5-10.

[22] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,郭泉水,王娜. 不同淹水时间下中华蚊母树光响应特征及其模型比较. 应用生态学报,2015,26(4):1083-1090.

[23] 邓云鹏,雷静品,潘磊,王晓荣. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较. 生态学杂志,2016,35(2):387-34.

[24] 鲁肃,张宇清,吴斌,秦树高,沈应柏. 水分胁迫下油蒿光合光响应过程及其模拟. 北京林业大学学报,2014,36(1):55-61.

[25] 陆佩玲,于强,罗毅,刘建栋. 冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合. 中国农业气象,2001,22(2):12-14.

[26] Sofo A,Dichio B,Montanaro G,Xiloyannis C. Photosynthetic performance and light response of two olive cultivars under different water and light regimes. Photosynthetica,2009,47(4):602-608.

[27] 许大全. 光合作用效率. 上海:上海科学技术出版社,2002.

[28] 陈建,张光灿,张淑勇,王梦军. 辽东楤木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程. 应用生态学报,2008,19(6):1185-1190.

[29] 陆燕元,马焕成,李昊民,邓西平. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应. 生态学报,2015,35(7):2155-2160.